N° d'enregistrement
au C.N.R.S. : A.O. 5139

ARTICLE PRINCIPAL

RECOUVRANT EN PARTIE

LA THÈSE DE DOCTORAT D'ÉTAT ÈS SCIENCES NATURELLES

PRÉSENTÉE

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

PAR

Yvette CZANINSKI

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

Sujet de thèse : RECHERCHES CYTOLOGIQUES SUR LE XYLÈME DU ROBINIER : DIFFÉRENCIATION ; ÉVOLUTION SAISONNIÈRE.

Soutenue le 14 décembre 1970 devant la Commission d'examen.

MM. PLANTEFOL ..... *Président.*
BUVAT .....
M^me^ NOUGARÈDE ..... } *Examinateurs.*
M^lle^ CATESSON .....

PARIS
1970

N° d'enregistrement
au C.N.R.S. : A.O. 5139

ARTICLE PRINCIPAL

RECOUVRANT EN PARTIE

LA THÈSE DE DOCTORAT D'ÉTAT ÈS SCIENCES NATURELLES

PRÉSENTÉE

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

PAR

Yvette CZANINSKI

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

Sujet de thèse : RECHERCHES CYTOLOGIQUES SUR LE XYLÈME DU ROBINIER : DIFFÉRENCIATION ; ÉVOLUTION SAISONNIÈRE.

Soutenue le 14 décembre 1970 devant la Commission d'examen.

MM. PLANTEFOL ..... *Président.*
BUVAT .....
M^me^ NOUGARÈDE ..... } *Examinateurs.*
M^lle^ CATESSON .....

PARIS
1970

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41523711_0044

J. Microscopie (1970), **9**, 389-406

ÉTUDE CYTOLOGIQUE DE LA DIFFÉRENCIATION DU BOIS DE ROBINIER

II. DIFFÉRENCIATION DES CELLULES DU PARENCHYME (CELLULES A RÉSERVES ET CELLULES ASSOCIÉES AUX VAISSEAUX)

Yvette CZANINSKI

Laboratoire de Botanique, Ecole Normale Supérieure, 24, rue Lhomond, Paris (5e)

INTRODUCTION

Le xylème du Robinier est constitué par plusieurs types cellulaires bien caractérisés : fibres, vaisseaux, cellules associées aux vaisseaux, cellules du parenchyme à réserves. Ces deux derniers groupes de cellules comprennent des éléments qui restent vivants plusieurs années. Jusqu'à présent, et contrairement aux cellules vasculaires, ils ont surtout fait l'objet de descriptions anatomiques et histologiques qui apportent peu de précisions sur l'évolution des divers constituants du protoplasme durant la différenciation puis la vie adulte de la cellule. Les seuls travaux que nous connaissions à ce propos concernent les cellules du parenchyme horizontal de *Pinus radiata* (Cronshaw et Wardrop, 1964), puis les fibres et les cellules des rayons ligneux de l'*Acer rubrum* (Cronshaw, 1965) et, plus récemment, le xylème de *Salix fragilis* (Robards, 1968).

Dans des publications antérieures, nous avons décrit rapidement les modalités de la différenciation des cellules parenchymateuses en microscopie à la lumière (Czaninski, 1965), puis nous avons dégagé les caractères de ces cellules quand elles sont devenues adultes (Czaninski, 1968*a*) en opposant les cellules associées aux vaisseaux et les cellules du paren-

* Ce travail recouvre en partie une thèse de doctorat sur la cytologie du xylème.

chyme à réserves. Dans cet article, nous nous proposons de compléter les données précédentes en exposant les résultats que nous avons obtenus sur l'évolution des ultrastructures cytoplasmiques durant la différenciation de ces cellules à partir du cambium.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Nous avons décrit précédemment, lors de l'étude de la différenciation des éléments vasculaires (Czaninski, 1968*b*), le matériel et les techniques utilisés. Nous rappellerons que les échantillons ont été prélevés sur des rameaux âgés de trois ans ; les pièces fixées par le glutaraldéhyde sont postfixées par le tétroxyde d'osmium. Après déshydratation, elles sont incluses dans l'araldite. Les coupes obtenues sont contrastées par une solution de permanganate de potassium à 1 %.

OBSERVATIONS

Nos observations portent principalement sur les cellules du parenchyme ligneux à réserves, celui-ci pouvant appartenir au système horizontal ou au système vertical. Nous nous sommes également intéressés aux cellules associées aux vaisseaux : en effet, celles-ci ont la même origine que les cellules du parenchyme à réserves et les premières étapes de la différenciation sont presque identiques pour ces deux catégories cellulaires. Donc, quand nous ne précisons pas la nature des cellules observées, les caractères décrits s'appliquent à l'un et l'autre des deux types cellulaires ci-dessus : cellules du parenchyme à réserves et cellules associées aux vaisseaux.

On peut distinguer plusieurs étapes successives pendant la différenciation cellulaire :

— une phase de croissance caractérisée par une forte vacuolisation des cellules ; à la fin de cette étape, on observe des recloisonnements transversaux dans les cellules du système vertical qui acquièrent ainsi leur forme spécifique ;

— une phase pendant laquelle le plasmalemme devient extrêmement sinueux et vésiculeux ; on n'observe pas encore d'épaississement membranaire ;

— une « phase golgienne » qui correspond à l'élaboration des parois secondaires lignifiées.

Notons qu'ultérieurement certaines cellules du parenchyme à réserves pourront se spécialiser en cellules à tannins ou en cellules à cristal d'oxalate de calcium (Czaninski, 1968*a* et *c*).

I. *PÉRIODE DE CROISSANCE DES CELLULES*

Durant toute cette période, les parois cellulaires restent très minces, elles ne présentent aucun épaississement, ni cellulosique ni lignifié. Il se produit des recloisonnements transversaux qui affectent les cellules du système vertical à l'exclusion des futures fibres libriformes et des futurs vaisseaux. On ne peut déterminer avec précision le devenir des très jeunes dérivées cambiales, non recloisonnées, issues des initiales fusiformes. En effet, nous ne savons pas si ces très jeunes cellules se différencieront ultérieurement en fibres, en vaisseaux, en cellules associées aux vaisseaux ou en cellules du parenchyme à réserves : la toute première étape de la différenciation semble être identique quel que soit l'avenir de la cellule étudiée. Dans le cas du système horizontal, les initiales radiales ne produisent que des cellules parenchymateuses qui ne subissent pas de recloisonnements.

Ce n'est qu'à partir du moment où les dérivées xylémiennes verticales commencent à se recloisonner transversalement que l'on peut y reconnaître les futures cellules du parenchyme à réserves : on y observe de grandes vacuoles centrales délimitées par un tonoplaste assez bien conservé par la fixation (Pl. I, fig. *a*). A ce moment, les cellules du parenchyme horizontal possèdent des vacuoles de dimensions variables, en général plus petites que celles du parenchyme vertical (Pl. II, fig. *a*). Au contraire, dès l'achèvement des recloisonnements transversaux, les jeunes cellules associées aux vaisseaux montrent des vacuoles plutôt petites et nombreuses. Cette différence dans la morphologie des vacuoles persiste durant toutes les étapes de la différenciation et pendant toute la vie des cellules.

Le chondriome est abondant, de structure classique quant aux crêtes et aux tubules ; on observe des chondriocontes assez longs dans les cellules du parenchyme à réserves. Les plastes, rares dans les cellules issues des initiales fusiformes, se différencient précocement dans les cellules du parenchyme horizontal et peuvent être très tôt amylifères (Pl. II, fig. *a*). Les globules lipidiques, qui représentent une autre substance de réserve, sont plus ou moins abondants et dispersés dans le cytoplasme (Pl. I, fig. *a* ; Pl. II, fig. *a*).

Les dictyosomes n'émettent presque pas de vésicules golgiennes, et ne semblent pas très actifs. Les profils du réticulum endoplasmique sont orientés le plus souvent selon le grand axe de la cellule (Pl. I, fig. *b*) et sont fréquemment garnis de ribosomes (Pl. II, fig. *b* et *c*). La densité ribosomique du cytoplasme est assez faible, elle décroît au fur et à mesure que la cellule se différencie et s'éloigne de la zone cambiale ; cependant, elle reste toujours plus élevée dans les cellules associées aux vaisseaux. Le noyau, non apparent sur nos micrographies, est fusiforme dans les cellules cambiales. Il devient sphérique pendant la différenciation de la cellule tout en gardant un volume semblable, tandis que le diamètre de son nucléole décroît rapidement, passant de 3 µ à 1,5 µ.

Nous avons vu que les parois cellulaires restent minces pendant cette étape ; les plasmodesmes sont groupés dans les ponctuations primaires : on en observe souvent 3 ou 4 en section fine, dans chaque ponctuation (Pl. II, fig. *a*). Le plasmalemme possède un aspect classique, il est sensiblement accolé à la paroi primaire pecto-cellulosique.

II. *PÉRIODE D'ACTIVITÉ INTENSE DE LA MEMBRANE PLASMIQUE*

Pendant cette période, les parois cellulaires sont toujours aussi minces, leur épaisseur variant d'ailleurs avec l'incidence des coupes ; on y observe toujours des plasmodesmes dans les aires amincies qui forment les ponctuations primaires (Pl. III, fig. *a*, cellule du bas) ; les méats peuvent être assez importants entre les cellules (Pl. III, fig. *b*).

Le profil de la pellicule ectoplasmique présente de nombreuses sinuosités et évaginations d'aspect varié (Pl. III et IV). En s'écartant de la paroi, le plasmalemme délimite des espaces membranaires, en général peu volumineux, dont le contenu n'est pas dense aux électrons : ce dernier apparaît parfois tout à fait semblable au contenu intravacuolaire (Pl. IV, fig. *d*), mais cela ne permet pas de préjuger de son origine. Il est très rare d'observer des microtubules au voisinage de la pellicule ectoplasmique pendant cette période.

A l'exception de ces profils tourmentés du plasmalemme, il y a peu de variations ultrastructurales par rapport à la période précédente d'élargissement cellulaire. Les dictyosomes sont rares et la production de vésicules golgiennes peu abondante. L'allongement des cellules du parenchyme horizontal va de pair avec une augmentation importante du volume des vacuoles (Pl. III, fig. *a*).

III. *PÉRIODE D'ACTIVITÉ GOLGIENNE*

Elle correspond à la période d'édification des parois secondaires lignifiées. *L'épaississement et la lignification des parois cellulaires du xylème débutent toujours sur les éléments de vaisseaux* ; puis, de proche en proche, ces phénomènes gagnent d'abord les cellules associées aux vaisseaux — qui leur sont contiguës — puis les cellules du parenchyme à réserves ; on observe très nettement ce fait au printemps sur des coupes transversales (Figure 1). Ainsi, dans le bois de printemps, l'élaboration des parois lignifiées des cellules du parenchyme ne dépend pas de l'éloignement des cellules par rapport à la zone cambiale, mais elle est d'abord fonction de la position de ces cellules par rapport aux vaisseaux. Dans les cellules du parenchyme la mise en place d'une partie au moins des composés membranaires semble très rapide (Pl. VIII, fig. *a*).

Pendant cette phase, les caractères cytologiques se modifient, principalement ceux de la pellicule ectoplasmique, des microtubules et de l'appareil de Golgi. Tous ces organites sont situés dans un cytoplasme pariétal plus ou moins réduit : à l'exception des microtubules, localisés

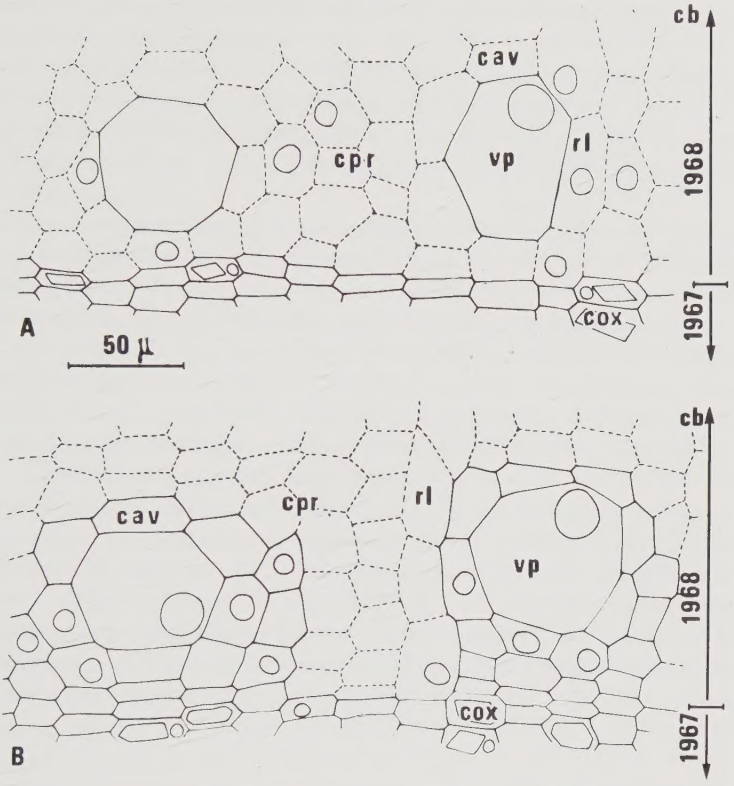


FIGURE 1. Coupes transversales faites en avril dans du xylème très jeune et colorées par le mélange bleu de méthylène - rouge de ruthénium ; des résultats semblables sont obtenus après l'action du réactif de Schiff sur la lignine. Les traits pleins correspondent à des parois lignifiées, les traits pointillés à des parois encore cellulosiques. *Cav*, cellule associée au vaisseau ; *cb*, cambium ; *cox*, cellule oxalifère ; *cpr*, cellule du parenchyme à réserve (système vertical) ; *rl*, rayons ligneux ; *vp*, vaisseau de printemps. Le cambium est situé à la partie supérieure de chaque figure ; les noyaux ne sont pas visibles dans toutes les cellules.

FIGURE 1*a*. La lignification commence dans les parois des cellules vasculaires ; les parois des cellules du parenchyme ligneux sont encore cellulosiques. Remarquer, en outre, le volume du noyau hypertrophié dans les jeunes cellules vasculaires.

FIGURE 1*b*. La lignification des parois s'est propagée de façon sensiblement concentrique à partir des cellules vasculaires.

près des épaississements lignifiés, à aucun moment, nous n'avons remarqué une polarité des organites cytoplasmiques vis-à-vis du lieu de dépôt des parois secondaires et des ponctuations.

Dès l'apparition des épaississements secondaires, le profil de la pellicule ectoplasmique redevient plus régulier (Pl. V), contrairement à son aspect lors de la période précédente : il suit de plus en plus près la paroi cellulaire, cette tendance s'accentuant au cours de la différenciation (Pl. VII et Pl. VIII, fig. *a*). S'il est parfois décollé de cette paroi, peut-être à la suite d'artéfacts, on n'y observe plus la formation d'invaginations ni de vésicules.

Des microtubules d'aspect classique apparaissent en grand nombre (Pl. VI et Pl. VII, fig. *a*, *flèches*). Ils ne semblent exister que pendant un temps restreint, qui se situerait *au début de l'édification des épaississements secondaires*, du moins pour la plus grande partie d'entre eux : ils régressent et deviennent rares lorsque les cellules achèvent leur différenciation. Leur orientation est tout à fait classique : ils sont parallèles aux dernières microfibrilles déposées dans la paroi (Pl. VI) ; parfois, ils paraissent traverser le plasmalemme et rester ainsi en continuité de part et d'autre de cette membrane (Pl. VI, fig. *b* et *c*, *flèche*).

Les dictyosomes, qui prolifèrent soudainement, montrent une période d'activité intense : ils produisent de nombreuses vésicules golgiennes de petit ou grand diamètre (Pl. VIII, fig. *c*) dont le contenu est peu ou n'est pas contrasté aux électrons (Pl. V, fig. *b* ; Pl. VII ; Pl. VIII, fig. *c* ; Pl. IX, fig. *a*). Ils sont le plus souvent localisés dans la mince couche du cytoplasme pariétal auquel ils peuvent donner un aspect alvéolaire plus ou moins net ; certaines vésicules golgiennes paraissent être incorporées à la paroi cellulaire (Pl. VII, fig. *a*). Cette activité se poursuivra durant toute la période de dépôt des parois lignifiées jusqu'à la fin de la différenciation (Pl. VII). Puis, les dictyosomes émettront moins de vésicules golgiennes (Pl. IX, fig. *b* et *c*), leur nombre régressera rapidement et ils seront très rares dans les cellules adultes.

Les profils du réticulum endoplasmique sont assez abondants, peu sinueux ; les ribosomes libres sont rares, du moins dans les cellules du parenchyme à réserves, car ils demeurent nombreux dans les cellules associées aux vaisseaux (Pl. VIII) et ils le resteront après la différenciation.

Les caractères ultrastructuraux du chondriome évoluent peu : si certains éléments prennent tôt un aspect plus allongé dans les cellules du parenchyme à réserves, le nombre et la disposition des crêtes ne se modifient pas. On observe souvent dans leur matrice une enclave moins contrastée dans laquelle on peut distinguer quelques fibrilles vraisemblablement constituées par du DNA (Pl. V). Les plastes commencent à se différencier dans le parenchyme vertical à réserves et deviennent chlorophylliens (Pl. VIII, fig. *a* et Pl. IX, fig. *a*) ; néanmoins, ils sont encore peu nombreux et n'élaborent pas d'amidon à ce moment. Dans les cellules associées aux vaisseaux, les plastes, rares, acquièrent immédiatement

une structure à lamelles anastomosées isolant les masses de stroma (Pl. VIII, fig. *b*) (Czaninski, 1968*a*).

Le contour et l'infrastructure du noyau ne subissent aucune modification décelable par les méthodes que nous avons utilisées : l'aspect de la membrane nucléaire, formée de deux feuillets, reste classique et le noyau, sphérique ou ovoïde, garde un contour régulier pendant toute la durée de la différenciation.

Les parois ne s'épaississent pas au niveau des plasmodesmes, ceux-ci se trouvant ainsi localisés dans les ponctuations (Pl. V, fig. *b* ; Pl. VII, fig. *d* ; Pl. VIII, fig. *a*) ; nous n'en avons jamais observé au niveau des épaississements lignifiés ; ces plasmodesmes sont toujours simples.

Lorsque la différenciation cellulaire s'achève, les couches lignifiées S_1, S_2, S_3 sont bien apparentes (Pl. IX, fig. *b*). Ils nous semble néanmoins que des modifications se produiront encore pendant au moins une année dans la construction chimique des parois lignifiées, car leur dureté augmente pendant l'hiver qui suit leur formation.

Dès la fin de leur différenciation, les cellules associées aux vaisseaux et les cellules du parenchyme à réserves présentent des caractères cytologiques et enzymologiques bien différents (Czaninski, 1968*a* ; Czaninski et Catesson, 1969). Ultérieurement, des spécialisations se produisent dans les cellules du parenchyme à réserves : cellules à tannins, cellules à cristal d'oxalate de calcium, et les caractères cytologiques des cellules parenchymateuses adultes varient suivant les saisons (Czaninski, 1968*a*).

DISCUSSION

Alors que les éléments de vaisseaux font partie des cellules mortes du xylème, les cellules du parenchyme à réserves et les cellules associées aux vaisseaux restent vivantes plusieurs années après leur différenciation : il ne se produit pas de phénomène de dégénérescence cellulaire totale, le cytoplasme conserve son intégrité durant toute la vie de la cellule. Cependant, certaines étapes de la différenciation de ces diverses catégories de cellules sont tout à fait comparables : nous discuterons plus particulièrement des variations concernant les organites cytoplasmiques lors du dépôt des parois secondaires lignifiées. L'élaboration de ces parois se produit au cours de deux phases distinctes de l'activité cellulaire ; ces deux étapes, successives dans le temps, sont caractérisées :

1. par une grande activité de la pellicule ectoplasmique ;
2. par une activité intense des dictyosomes.

Nous ignorons la durée de ces deux périodes. Les substances prémembranaires doivent cependant être mises en place en un temps relativement court : dans nos préparations, nous n'avons jamais saisi de transition bien visible entre les cellules à parois épaisses et celles à parois minces (Pl. V ; Pl. VIII, fig. *a*). Certains auteurs (Casperson, 1961 ; Bobák

et Nečesany, 1967), ont démontré que les diverses substances pariétales se déposaient selon une périodicité nycthémérale. Mais le temps complet de la lignification peut être variable selon les groupes ; dans le cas particulier de *Pinus radiata*, Skene (1969) a observé que l'élaboration de la paroi secondaire d'une cellule de *Pinus radiata* nécessitait, à partir de sa séparation du cambium, une période de 3 à 4 semaines au printemps, cette durée pouvant atteindre 8 à 10 semaines à la fin de l'été.

La pellicule ectoplasmique

Lorsqu'elle est adjacente à la paroi primaire, au début de la différenciation cellulaire, la pellicule ectoplasmique forme de nombreuses invaginations. Dans le xylème du Robinier, cette activité est antérieure à tout dépôt de paroi secondaire ; nous pensons qu'elle existe également dans les futures cellules vasculaires mais nous n'avons malheureusement pas pu l'identifier avec sûreté durant cette étape de leur évolution. Nous n'avons jamais observé une activité identique pendant les étapes ultérieures de la différenciation, au moment de la lignification, aussi bien dans les cellules du parenchyme que dans les vaisseaux du Robinier (Czaninski, 1968*b*).

Cependant, Cronshaw (1967) voit dans les trachéides de Tabac en différenciation, des invaginations d'aspect semblable, remplies de matériel fibrillaires arrangé de façon lâche : dans ces cellules où le dépôt des parois secondaires a déjà commencé, les sinuosités de la pellicule ectoplasmique sont localisées contre la paroi primaire, c'est-à-dire uniquement au niveau des ponctuations ; ceci semble donc en accord avec nos résultats. Au contraire, dans les vaisseaux de la Courge (Buvat, 1964*b*), les vésicules de la pellicule ectoplasmique se produisent également contre les ornementations secondaires en cours d'élaboration ; Esau et coll. (1966*a*), Wardrop (1964*b*), Roland (1967, dans les collocytes) ont fait des observations semblables. Tous ces résultats permettent de penser que le plasmalemme n'est pas une structure inerte, mais qu'il joue un rôle primordial et actif dans le transit des substances au travers de la paroi cellulaire : Robards et Kidwai (1969*a*) ont récemment observé une activité enzymatique du plasmalemme en relation avec le dépôt des substances membranaires. Selon Wardrop (1964*b*), pour les substances prémembranaires, ce passage aurait lieu de l'intérieur vers l'extérieur de la cellule : ceci semble logique lorsqu'il s'agit de composés prémembranaires, mais nos connaissances actuelles ne permettent pas de trancher sur ce sujet. Chez le Robinier, les invaginations du plasmalemme se modifient au début de la lignification, ou, plus exactement, dès le dépôt des parois secondaires ; cependant, le passage des substances membranaires doit continuer, bien que la pellicule ectoplasmique semble morphologiquement bien moins active : en effet, à ce moment, le plasmalemme ne présente plus des invaginations à base

étroite mais des sinuosités à assez grand rayon de courbure (Pl. V, *flèches*).

Enfin, nous ne pensons pas que ces invaginations de la pellicule ectoplasmique soient comparables à celles que nous avons décrites dans les cellules associées aux vaisseaux, lorsque leur lignification est achevée. A la fin de la différenciation, les premières invaginations disparaissent (Pl. VIII), au moins durant un certain temps. Puis, de nouvelles vésicules à base étroite se reforment (Czaninski, 1968*a*) qui sont également localisées au niveau des épaississements secondaires lignifiés, ce que nous n'avons jamais observé au cours de la lignification. La signification physiologique de l'activité du plasmalemme paraît donc différente dans ces deux cas.

Les microtubules

Le rôle des microtubules pendant l'élaboration des parois cellulaires est controversé (cf. Czaninski, 1968*b*, discussion et bibliographie). Néanmoins, la plupart des auteurs qui ont étudié l'édification des *parois secondaires lignifiées* ont observé ces structures, mais localisées exclusivement près des dépôts ligneux ; Roland (1967*a*) n'en a pas vu durant la différenciation des cellules du collenchyme dont les parois épaisses demeurent cellulosiques.

Nous avons constaté que les microtubules sont très rares lorsque la paroi des dérivées xylémiennes est encore mince ; ils deviennent abondants pendant la durée de l'épaississement des parois secondaires, c'est-à-dire pendant la phase golgienne proprement dite. Cette présence simultanée caractéristique des microtubules et des dictyosomes a été récemment mentionnée par Robards (1968) chez le Saule ; Cronshaw (1967) écrit au contraire au sujet de trachéides de Tabac en différenciation : "Growing secondary walls are associated with microtubules but not with the dictyosomes vesicles or invaginations". Dans les vaisseaux du Robinier (Czaninski, 1968*b*), les microtubules sont présents dès le début de la lignification des parois vasculaires lorsque les dictyosomes sont relativement peu nombreux.

Les parois lignifiées résultent de la superposition de trois couches différentes de lignine : S_1, S_2, S_3 (Wardrop, 1964*a*), chacune de ces couches ayant une épaisseur variable selon les cellules ligneuses étudiées ; Cronshaw (1965, 1967) associe plus précisément la présence des microtubules au dépôt de la couche S_2 ou "middle layer" qui existe aussi bien chez les vaisseaux que dans les cellules du parenchyme. Donc, on peut penser que dans les cellules en différenciation la présence de microtubules est spécifique de l'élaboration de parois lignifiées ; dans tous les cas, ils régressent et sont rares à la fin de la différenciation (Pl. IX). Quand ils persistent dans les cellules adultes, par exemple dans les cellules associées

aux vaisseaux du Robinier (Czaninski, 1968*a*) ou dans les cellules du phloème du Pin (Srivastava et O'Brien, 1966), ils pourraient être liés à la gélification du cytoplasme pariétal.

Les microtubules semblent souvent être en continuité avec les dernières microfibrilles de cellulose déposées dans la paroi cellulaire ; il paraît donc possible, comme l'ont déjà suggéré Robards et Humpherson (1967), Pickett-Heaps et Northcote (1966), qu'une partie au moins des substances qui entrent dans la synthèse des parois lignifiées chemine directement du cytoplasme vers ces parois au moyen des microtubules. En effet, ceux-ci semblent parfois traverser le plasmalemme (Pl. VI) ; ce dernier fait a déjà été remarqué par Srivastava (1966).

L'appareil de Golgi

Il est classique de voir dans ces organites des lieux d'organisation et de transit des substances prémembranaires (Albersheim, 1965 ; Buvat, 1965 ; Frey-Wyssling et Mühlethaler, 1965 ; Pickett-Heaps, 1968*a* et *b* ; Newcomb, 1963). Dans le cas du collenchyme, Roland (1967) remarque un « parallélisme étroit et très net entre l'expansion de l'appareil de Golgi et l'hypertrophie de la membrane paraplasmique ». Nous avons observé qu'il se produit, lorsque les parois cellulaires s'accroissent en épaisseur, une augmentation importante du nombre des dictyosomes ; ceux-ci pourraient provenir soit de la division des dictyosomes préexistants (Buvat, 1965), soit du réticulum endoplasmique (Roland, 1967*b*). Les dérivées xylémiennes à parois minces possèdent peu de dictyosomes et ces derniers sont pauvres en vésicules golgiennes ; néanmoins, il est vraisemblable que ces dictyosomes jouent un rôle dans la synthèse des parois primaires du xylème (Robards, 1968), bien que nous n'ayons pas vu, dans les cellules du parenchyme ligneux, d'incorporation de vésicules golgiennes à l'espace extracellulaire lorsque l'activité du plasmalemme semble maximum, avant le dépôt des parois secondaires. Au contraire, pendant l'élaboration des parois lignifiées, des vésicules golgiennes et leur contenu pourraient être incorporées à la paroi cellulaire (Pl. VII, fig. *a*), mais le mécanisme de leur passage au travers du plasmalemme n'est pas encore démontré (Czaninski, 1968*b*).

Dans les vaisseaux, la prolifération des vésicules golgiennes est accompagnée par un aspect tourmenté du plasmalemme (Buvat, 1964*a* ; Cronshaw, 1967 ...) mais Cronshaw ajoute que les « dictyosomes peuvent être absents d'une région où la membrane ectoplasmique est très sinueuse » ; de plus, il réfute leur participation à l'élaboration des parois secondaires lignifiées.

On observe donc toujours une modification quantitative de l'appareil de Golgi lors de la différenciation des divers types de cellules ligneuses, mais cette phase golgienne peut avoir lieu à une période variable de la

différenciation. Chez le Robinier, elle est plus précoce dans le cas des cellules du parenchyme où les dictyosomes sont très nombreux dès le début des formations membranaires secondaires ; dans le cas des éléments de vaisseaux, si les dictyosomes sont présents tout au long du dépôt des ornementations lignifiées, la phase golgienne principale est plus tardive et se produit au cours de la dégénérescence cytoplasmique (Czaninski, 1968*b*) ; les dictyosomes restent d'ailleurs très abondants et bien observables jusqu'à la fin de celle-ci (Buvat, 1964 ; Wooding et Northcote, 1964).

Les dictyosomes sont rares dans les cellules parenchymateuses adultes du xylème ; il en est de même dans les cellules du collenchyme (Roland, 1967) lorsque le dépôt des parois cellulosiques est achevé. Dans ces deux exemples, les modalités de la régression des dictyosomes ne semblent pas connues.

Le réticulum endoplasmique et les ribosomes

Le réticulum endoplasmique ne semble pas évoluer beaucoup au cours de la différenciation des cellules du parenchyme ligneux ; cependant, Pickett-Heaps (1966, 1968*b*) a montré qu'il peut contenir pendant cette période des substances prémembranaires. Nous même y avons mis en évidence une activité phosphatasique acide aussi bien dans les cellules adultes (Catesson et Czaninski, 1967) que dans les cellules en différenciation (Czaninski, 1968*b*). Nous avons déjà discuté du rôle possible du réticulum endoplasmique dans l'élaboration et le transit des substances prémembranaires lors de la formation des parois secondaires des vaisseaux (Czaninski, 1968b). Les résultats récents obtenus par Robards (1968) puis Robards et Kidway (1969*b*) confirment nos hypothèses.

La densité des ribosomes libres décroît rapidement dans les cellules du parenchyme à réserves du Robinier au cours de leur différenciation ; Cronshaw (1965) a observé un phénomène semblable dans les dérivées xylémiennes de l'*Acer rubrum*. Dans les jeunes cellules associées aux vaisseaux, la densité ribosomale semble au contraire rester constante et élevée durant la différenciation ; il en sera de même tout au long de la vie de ces cellules (Czaninski, 1968*a*).

Les vacuoles

Nous avons montré dans des cellules différenciées qu'une activité peroxydasique pouvait être mise en évidence dans de petites vacuoles contenant des précipités intravacuolaires (Czaninski et Catesson, 1969). Plusieurs auteurs pensent que les peroxydases ont un rôle dans la lignification des parois secondaires (Jensen, 1955 ; Van Fleet, 1959 ; Parish, 1969*a* et *b*) ; nous souhaitons entreprendre des recherches à ce sujet. De même, il serait intéressant de pouvoir localiser l'activité de la NADP - oxydoréductase, le rôle de cette enzyme dans la biosynthèse de la lignine ayant été mis en évidence par Higuchi et Shimada (1967*a* et *b*).

Le chondriome et les plastes

Les éléments du chondriome gardent un aspect classique pendant toute la durée de la différenciation : ils ne subissent pas de vésiculisation comme dans le cas des mitochondries des cellules vasculaires (Buvat, 1964*a* ; Czaninski, 1968*b*). Comme nous l'avions déjà observé en microscopie photonique (Czaninski, 1965) des chondriocontes plus ou moins sinueux apparaissent très tôt (Pl. I, fig. *a* ; Pl. V, fig *b* et Pl. VIII, fig. *a*) dans les cellules du parenchyme à réserve ; par contre, dans les cellules associées aux vaisseaux, le chondriome reste ponctiforme (Czaninski, 1968).

Contrairement aux cellules vasculaires où les plastes restent rares et peu évolués, même s'ils contiennent parfois un peu d'amidon (Buvat, 1964 ; Cronshaw et Wardrop, 1964 ; Czaninski, 1968*b* ; Esau, 1966*a*), dans les cellules du parenchyme à réserve, les plastes se différencient assez tôt, et édifient rapidement leur système lamellaire ; de plus, dans les cellules du parenchyme horizontal, ils élaborent très tôt de l'amidon. Les plastes des cellules associées aux vaisseaux possèdent dès le début de leur différenciation (Pl. VIII, fig. *b*) un aspect caractéristique à lamelles anastomosées (Czaninski, 1968*a*).

Les réserves

Les cellules du parenchyme ligneux, qui restent en vie plusieurs années, acquièrent très tôt des produits paraplasmiques. On rencontre pendant toute l'évolution cellulaire des gouttelettes lipidiques dispersées dans le cytoplasme ; nous n'en n'avions jamais remarqué pendant la différenciation des vaisseaux du Robinier qui ne contiennent pas de substances de réserves, ni lipidiques, ni amylifères. La présence de substances de réserves lipidiques permet donc de déceler assez tôt le devenir des jeunes cellules ligneuses tant chez le Robinier que dans les différentes plantes étudiées à ce jour.

Dans les cellules du parenchyme horizontal, les plastes peuvent être très tôt amylifères, les initiales radiales renfermant déjà souvent de l'amidon (Catesson, 1964 ; Czaninski, 1965 ; Srivastava, 1966) ; par contre, les plastes chlorophylliens, dans les cellules du parenchyme vertical à réserves, n'élaboreront de l'amidon que bien plus tard.

L'absence de couche verruqueuse

Dans ces cellules lignifiées qui resteront vivantes plusieurs années, nous n'avons jamais remarqué la présence de couche verruqueuse ou d'épaississements tertiaires comparables à ceux que nous avons décrits dans les fibres mortes (Czaninski, 1967) ou dans les vaisseaux adultes (Czaninski, 1968*b*) du Robinier. Ce dépôt tertiaire, signalé à plusieurs reprises dans des cellules mortes (Boureau, 1957 ; Wardrop et Davies, 1962 ; Liese et Ledbetter, 1963 ; Harada, 1964 ...), ne se formerait donc qu'à la fin d'une

dégénérescence cytoplasmique : ceci confirme les hypothèses selon lesquelles ces formations de nature amorphe correspondraient en partie à des restes d'organites cytoplasmiques demeurant appliqués contre la couche de lignine S_3 (Frey-Wyssling et Mühlethaler, 1965).

CONCLUSION

Si une initiale radiale forme uniquement des cellules des rayons, une initiale cambiale fusiforme produit des dérivées xylémiennes qui pourront devenir soit des vaisseaux, soit des fibres, soit des cellules de parenchyme. Nous ignorons les causes qui déterminent la formation de ces types cellulaires très différents ; mais nous pouvons penser qu'à partir des vaisseaux où l'élaboration des parois secondaires apparaît en premier lieu (Figure 1), une onde d'induction se propage qui initie la différenciation des cellules associées aux vaisseaux, puis celles des cellules du parenchyme à réserves. Le trait le plus saillant de cette différenciation consiste en la formation de parois cellulaires épaisses et lignifiées. Les modifications des constituants cytoplasmiques — pellicule ectoplasmique, microtubules, dictyosomes, ribosomes, vacuoles, etc. — qui se produisent durant l'élaboration des substances prémembranaires et membranaires diffèrent selon les types de cellules ligneuses étudiées. Cependant, ces différences sont plus accentuées entre les éléments de vaisseaux et les cellules du parenchyme à réserves ou les cellules associées aux vaisseaux, ceci étant vraisemblablement dû au fait que ces dernières restent vivantes après leur différenciation tandis que le contenu des cellules vasculaires dégénère.

RÉSUMÉ

La différenciation des cellules du parenchyme ligneux se fait au cours de trois étapes distinctes, successives dans le temps. Ce sont :

1. Une période d'élargissement et de recloisonnement des cellules pendant laquelle celles-ci acquièrent leurs caractères morphologiques ;

2. Une période pendant laquelle la pellicule ectoplasmique est extrêmement sinueuse et forme de nombreuses invaginations intracytoplasmiques ; à ce moment, les parois cellulaires sont toujours minces ;

3. Une période de forte activité golgienne pendant laquelle se produit l'élaboration des parois secondaires lignifiées ; on observe de nombreux microtubules à proximité des épaississements secondaires, le plasmalemme ne produit plus de vésicules intracytoplasmiques.

Ces trois étapes sont sensiblement identiques pour les cellules associées aux vaisseaux et les cellules du parenchyme à réserves. Les variations dans la différenciation de ces deux sortes de cellulles concernent plus particulièrement la vacuolisation, plus ou moins abondante, l'évolution des plastes et la densité ribosomale.

SUMMARY

It is possible to distinguish three stages during differenciation of xylem parenchyma cells :

1. A phase of radial growth during which cells enlarge, divide and take gradually their characteristic morphological aspect ;

2. A phase during which the plasmalemma is very sinuous, forming intracytoplasmic invaginations. During this stage, the cell walls remain thin ;

3. A « Golgi phase » or secondary wall phase. The dictyosomes are abundant and associated with numerous vesicles. Microtubules are frequently observed near secondary wall thickenings. The plasmalemma shows no more invaginations.

These three stages are almost identical for vessel associated cells and storage parenchyma cells. The differences between those two kinds of cells lie chiefly in the density of ribosomes, the evolution of plastids and the degree of vacuolation.

BIBLIOGRAPHIE

1. Albersheim P., 1965. Biogenesis of cell wall. In : *Plant Biochemistry,* Bonner J. et Varner J.R., ed., Academic Press, New York, 245 p.
2. Bobák M. et Nečesaný V., 1967. Changes in the formation of the lignified cell wall within a twenty-four hour period. *Biol. Plantarum*, **9**, 195-201.
3. Boureau E., 1957. *Anatomie végétale.* Press. univ. France, Paris, **3**, 525-572.
4. Buvat R., 1964*a*. Infrastructures protoplasmiques des vaisseaux du métaxylème de *Cucurbita pepo* au cours de leur différenciation. *C.R. Acad. Sc.*, **258**, 5243-5246.
5. Buvat R., 1964*b*. Comportement des membranes plasmiques lors de la différenciation des parois latérales des vaisseaux (métaxylème de *Cucurbita pepo*). *C.R. Acad. Sc.*, **258**, 5511-5514.
6. Buvat R., 1965. Le cytoplasme végétal. *Travaux dédiés à Lucien Plantefol,* Masson et C^{ie}, éd., Paris, 81-124.
7. Casperson G., 1961. Licht-und elektronenmikroskopische Untersuchungen über den zeitlichen Ablauf der Zellwandbildung bei Laubhölzern. *Ber. deutsch. bot. Ges.*, **74**, 271-273.
8. Catesson A.-M., 1964. Origine, fonctionnement et variations cytologiques saisonnières du cambium d'*Acer pseudo-platanus* L. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 12^{e} s., 229-498.
9. Catesson A.-M. et Czaninski Y., 1967. Mise en évidence d'une activité phosphatasique acide dans le réticulum endoplasmique des tissus conducteurs de Robinier et de Sycomore. *J. Microscopie*, **6**, 509-514.
10. Cronshaw J., 1965. The organization of cytoplasmic components during the phase of cell wall thickening in differentiating cambial derivatives of *Acer rubrum. Canad. J. Bot.*, **43**, 1401-1407.

11. CRONSHAW J., 1967. Tracheid differentiation in Tobacco pith cultures. *Planta*, **72**, 78-91.
12. CRONSHAW J. et WARDROP A.B., 1964. The organization of cytoplasm in differentiating xylem. *Australian J. Bot.*, **12**, 15-23.
13. CZANINSKI Y., 1965. Différenciation saisonnière du xylème du *Robinia pseudo-acacia*. Cellules des parenchymes vertical et horizontal. *C.R. Acad. Sc.*, **260**, 639-642.
14. CZANINSKI Y., 1967. Observations infrastructurales sur les fibres libriformes du xylème du *Robinia pseudo-acacia*. *C.R. Acad. Sc.*, **264**, 2754-2756.
15. CZANINSKI Y., 1968*a*. Etude du parenchyme ligneux du Robinier (parenchyme à réserves et cellules associées aux vaisseaux) au cours du cycle annuel. *J. Microscopie*, **7**, 145-164.
16. CZANINSKI Y., 1968*b*. Etude cytologique de la différenciation cellulaire du bois de Robinier. I. Différenciation des vaisseaux. *J. Microscopie*, **7**, 1051-1068.
17. CZANINSKI Y., 1968*c*. Cellules oxalifères du xylème du Robinier (*Robinia pseudo-acacia*). *C.R. Acad. Sc.*, **267**, 2319-2321.
18. CZANINSKI Y., et CATESSON A.-M., 1969. Localisation ultrastructurale d'activités peroxydasiques dans les tissus conducteurs végétaux au cours du cycle annuel. *J. Microscopie*, **8**, 875-888.
19. ESAU K., CHEADLE V.I. et GILL R.H., 1966*a*. Cytology of differentiating tracheary elements. I. Organelles and membrane systems. *Amer. J. Bot.*, **53**, 756-764.
20. ESAU K., CHEADLE V.I. et GILL R.H., 1966*b*. Cytology of differentiating tracheary elements. II. Structures associated with cell surfaces. *Amer. J. Bot.*, **53**, 765-771.
21. FREY-WYSSLING A. et MÜHLETHALER K., 1965. *Ultrastructural Plant Cytology*. Elsevier, ed., Amsterdam, 377 p.
22. HARADA H., 1964. Ultrastructure of angiosperm vessels and ray parenchyma. In : *Cellular Ultrastructure of Woody Plant*, Côté W.A., ed., Syracuse Univ. Press, Syracuse, N.Y., 235-249.
23. HIGUCHI T. et SHIMADA M., 1967. Changes in activity of shikimate : NADP oxido-reductase in relation to lignification of bamboo. *Plant and Cell Phys.*, **8**, 61-70.
24. HIGUCHI T. et SHIMADA M., 1967. Changes in activity of D-glucose - 6-phosphatase : NADP and 6-phospho - D-gluconate : NADP oxido-reductases in relation to lignification of bamboo. *Plant and Cell Phys.*, **8**, 71-78.
25. JENSEN W.A., 1955. The histochemical localization of peroxidase in roots and its induction by indolacetic acid. *Plant Physiol.*, **30**, 426-432.
26. LIESE W. et LEDBETTER M.C., 1963. Occurence of a warty layer in vascular cells of plants. *Nature*, **197**, 4863, 201-202.

27. Newcomb E.H., 1963. Cytoplasm-cell wall relationships. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **14**, 43-664.
28. Parish R.W., 1969*a*. Studies on wheat peroxydase. *Australian J. Biol. Sc.*, **22**, 261-266.
29. Parish R.W., 1969*b*. Studies on the effect of calcium and boron on peroxydases of plant cell walls. *Zeit. Pflanzenphysiol.*, **60**, 211-216.
30. Pickett-Heaps J.D., 1966. Incorporation of radioactivity into wheat xylem walls. *Planta*, **71**, 1-14.
31. Pickett-Heaps J.D., 1968*a*. Further ultrastructural observations on polysaccharide localization in plant cells. *J. Cell Science*, **3**, 55-64.
32. Pickett-Heaps J.D., 1968*b*. Xylem wall deposition. Radioautographic investigations using lignin precursors. *Protoplasma*, **65**, 181-205.
33. Pickett-Heaps J.D. et Northcote D.H., 1966. Relationship of cellular organelles to the formation and development of the plant cell wall. *J. Exp. Bot.*, **17**, 20-26.
34. Robards A.W., 1968. On the ultrastructure of differentiating secondary xylem in Willow. *Protoplasma*, **65**, 449-464.
35. Robards A.W. et Humpherson P.G., 1967. Microtubules and Angiosperm bordered pit formation. *Planta*, **77**, 233-238.
36. Robards A.W. et Kidwai P., 1969*a*. Cytochemical localization of phosphatase in differentiating secondary vascular cells. *Planta*, **87**, 227-238.
37. Robards A.W. et Kidwai P., 1969b. Vesicular involvement in differentiating plant. *The New Phytol.*, **68**, 338-343.
38. Roland J.C., 1967. Recherches en microscopie photonique et en microscopie électronique sur l'origine et la différenciation des cellules du collenchyme. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 12^{e} s., **8**, 141-214.
39. Skene D.S., 1969. The period of time taken by cambial derivatives to grow and differentiate into tracheids in *Pinus radiata* (D. Don). *Ann. Bot.*, **33**, 253-262.
40. Srivastava L.M. et O'Brien T.P., 1966. On the ultrastructure of cambium and its vascular derivatives. II. Secondary phloem of *Pinus strobus* L. *Protoplasma*, **61**, 277-293.
41. Srivastava L.M., 1966. On the fine structure of the cambium of *Fraxinus americana*. *J. Cell Biol.*, **31**, 79-93.
42. Van Fleet D.S., 1959. Analysis of the histochemical localization of peroxydase related to the differentiation of plant tissues. *Can. J. Bot.*, **37**, 449-458.
43. Wardrop A.B., 1964*a*. The structure and formation of cell wall in xylem. *The Format. Wood. in Forest Trees*, 2nd Symp. Petersham, Mass., New York, London, Academic Press, 87-134.
44. Wardrop A.B., 1964*b*. Cellular differentiation in xylem. In : *Cellular Ultrastructure of Woody Plants*. Côté W.A., ed., Syracuse Univ. Press, Syracuse N.Y., 61-97.

45. Wooding F.B.P. et Northcote D.H., 1964. The development of the secondary wall of the xylem in *Acer pseudoplatanus*. *J. Cell Biol.*, **23**, 327-337.

Manuscrit reçu le 28 novembre 1969

ABRÉVIATIONS UTILISÉES DANS LES PLANCHES

ch,	chondrioconte	*pd,*	plasmodesme
d,	dictyosome	*pe,*	pellicule ectoplasmique ou plasmalemme
g,	globule lipidique		
L,	paroi secondaire lignifiée	*r,*	ribosome
m,	mitochondrie	*re,*	réticulum endoplasmique
me,	méat intercellulaire	*t,*	tonoplaste
mn,	membrane nucléaire	*tu,*	microtubule
mp,	membrane primaire	*v,*	vacuole
N,	noyau	*va,*	vaisseau
n,	nucléole	*ve,*	vésicule ectoplasmique
p,	plaste	*vg,*	vésicule golgienne
pa,	plaste amylifère		

Toutes les micrographies proviennent d'échantillons fixés au glutaraldéhyde et postfixées au tétroxyde d'osmium. Les coupes obtenues ont été contrastées par une solution de permanganate de potassium à 1 %.

Planche I. — Portion de très jeunes dérivées xylémiennes aux parois cellulosiques minces (parenchyme vertical).

Fig. a. — Le cytoplasme pariétal contient de nombreux organites ; on remarque en particulier les chondriocontes allongés. La cellule de droite semble être coupée tangentiellement ; × 10 000.

Fig. b. — Portion de cellule, disposée perpendiculairement aux précédentes : profils de réticulum endoplasmique orientés plus ou moins parallèlement à la paroi cellulaire ; × 13 000.

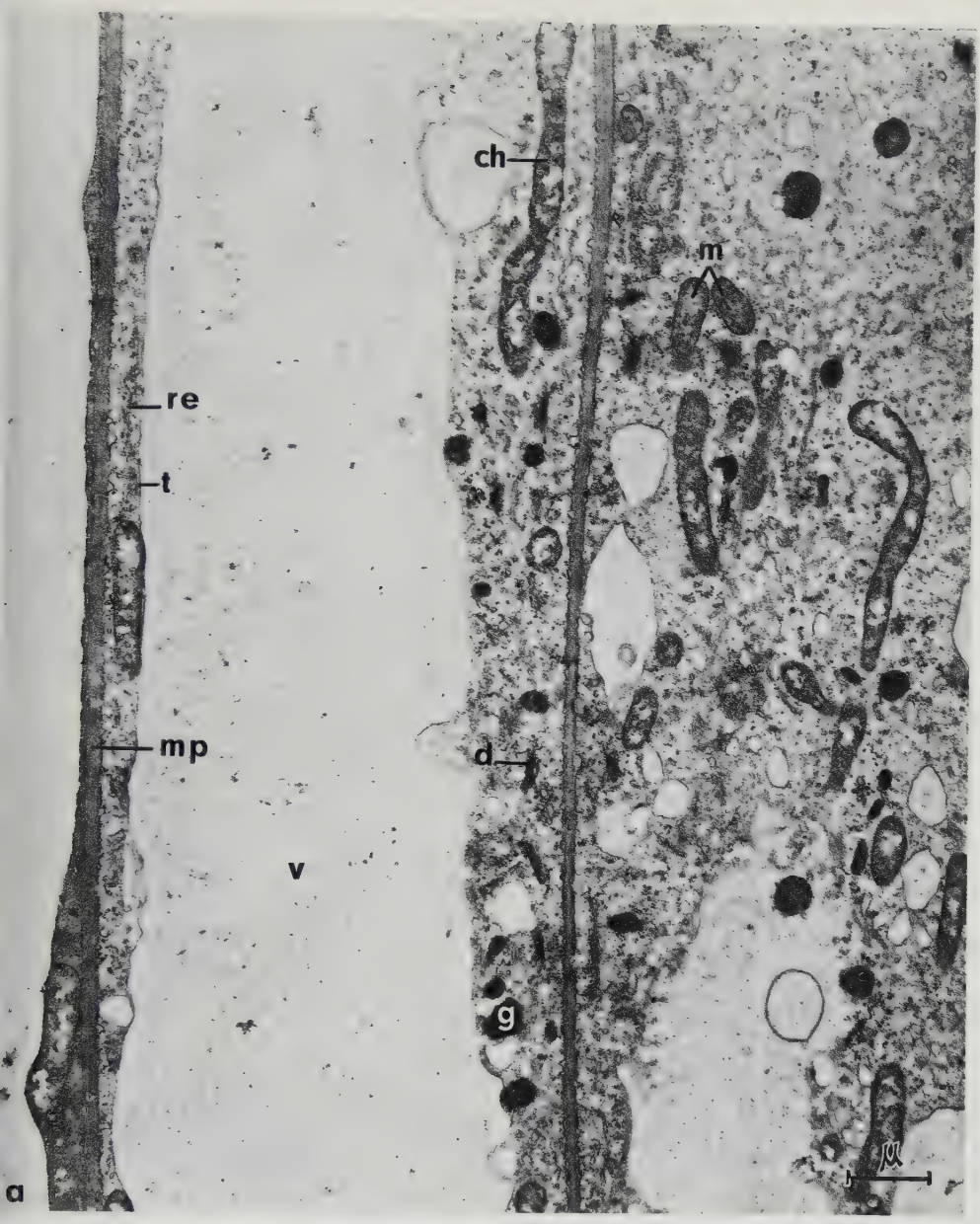

ch
m
re
t
mp
d
v
g
a
t
v
d
re
g
m
mp
b

Planche II. — Très jeunes cellules du parenchyme horizontal

Fig. a. — Parois primaires étroites avec groupes de plasmodesmes. Vacuoles plus petites que dans les cellules correspondantes du parenchyme vertical. On remarque un plaste amylifère ; × 6 750.

Fig. b. — Réticulum endoplasmique abondant dans le cytoplasme pariétal. En bas, à gauche, un plaste amylifère ; × 17 500.

Fig. c. — A proximité de la paroi primaire : réticulum endoplasmique garni de ribosomes. Corpuscules d'origine indéterminée (*flèches*) épars dans le cytoplasme (ils rappellent des processus de séquestration de territoires cytoplasmiques, en rapport avec la différenciation) ; × 24 000.

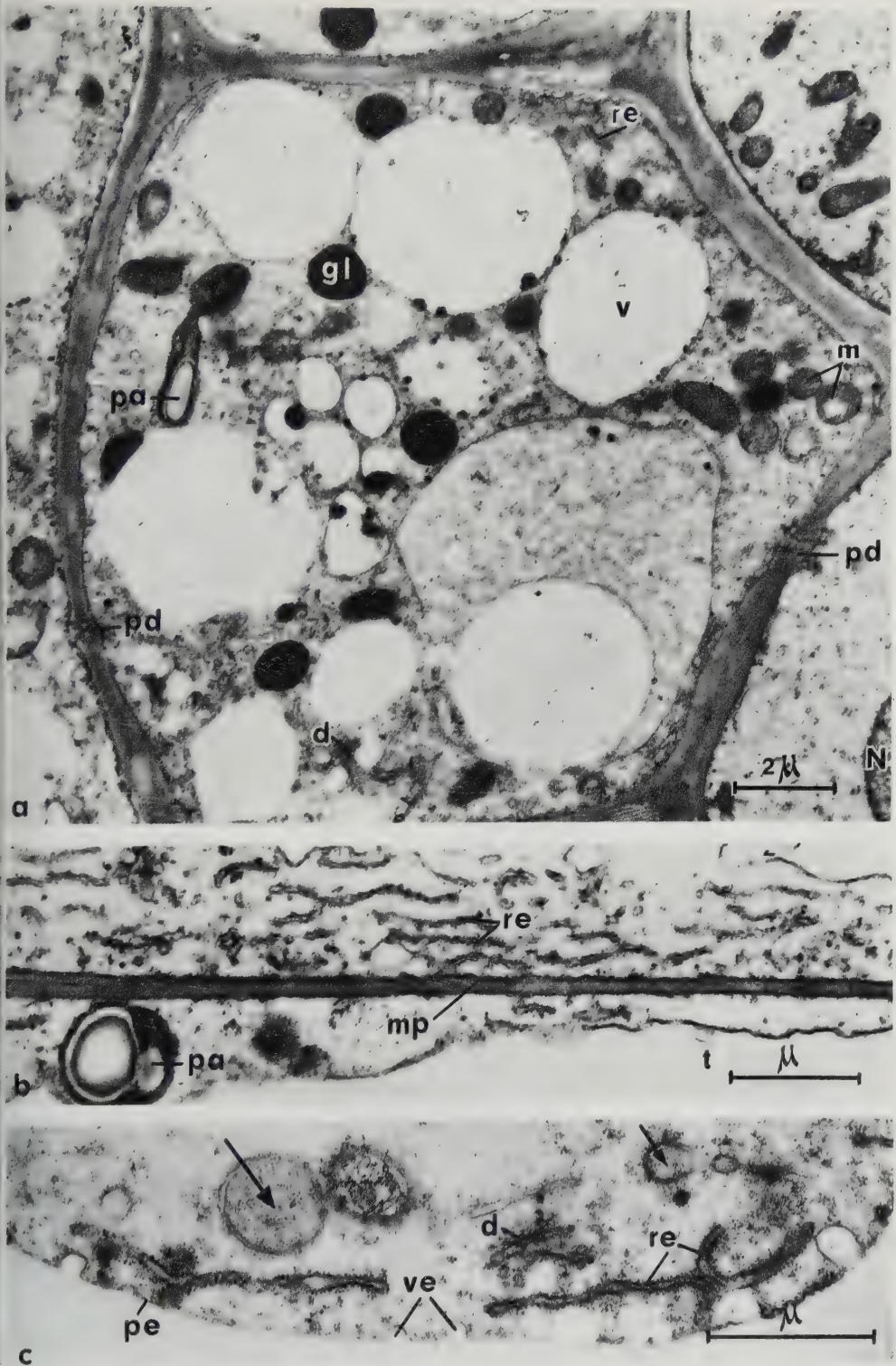

re
gl
v
m
pa
pd
pd
d
2 µ
N
a
re
mp
pa
t
µ
b
d
re
ve
pe
µ
c

Planche III. — Portion de cellules du parenchyme horizontal au cours de la période d'activité du plasmalemme.

Fig. a. — Parois cellulosiques encore minces ; mais au bas de la figure, à droite, début d'épaississement entre les groupes de plasmodesmes ; × 9 500.

Fig. b. — Nombreuses invaginations du plasmalemme. Dictyosomes peu abondants ; plastes déjà amylifères. Figure orientée perpendiculairement à la fig. *a* ; le bois formé l'année précédente est situé à la partie inférieure ; × 7 250.

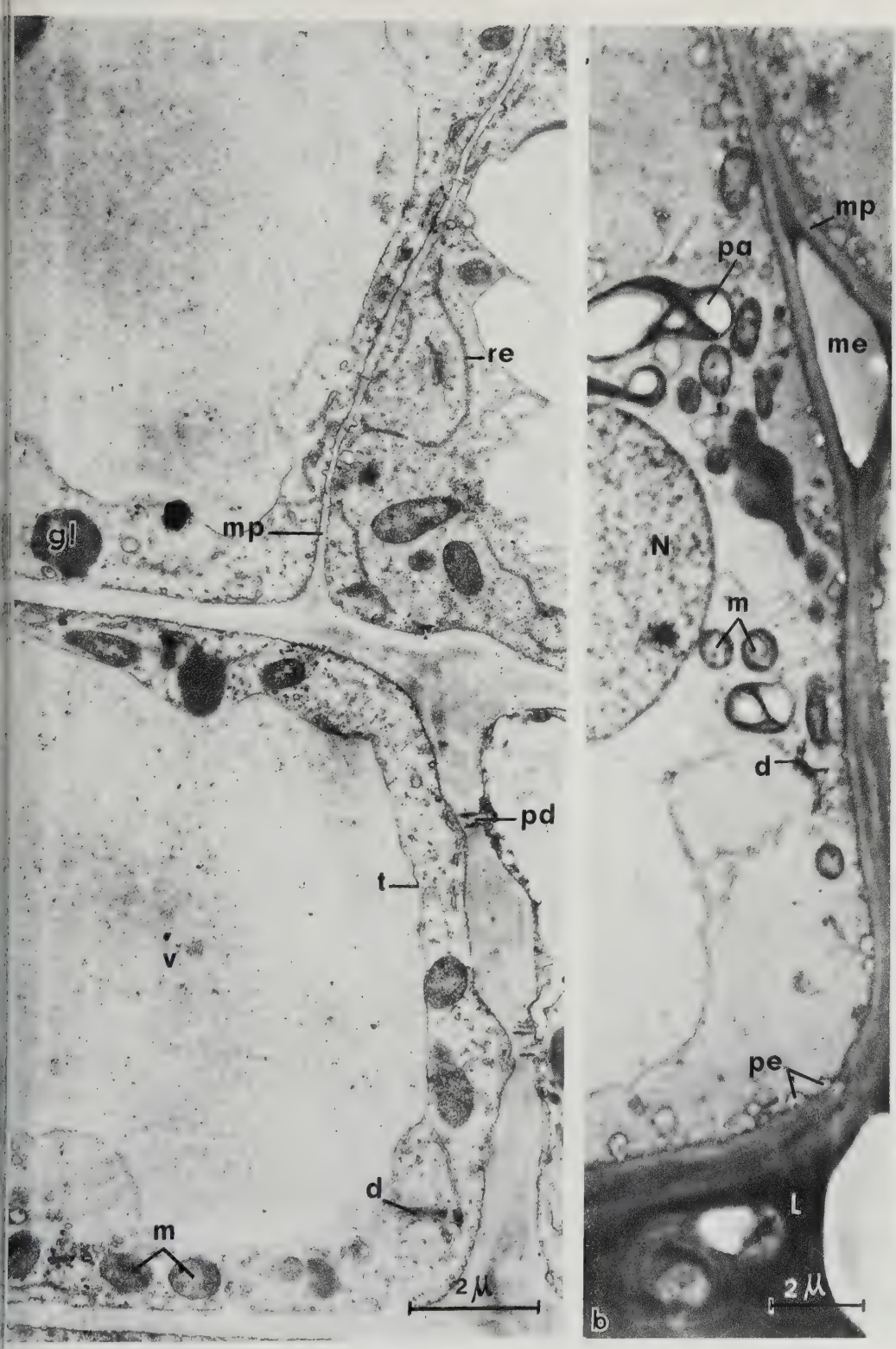

re
gl
mp
pd
t
v
d
m
2 µ
mp
pa
me
N
m
d
pe
L
2 µ
b

Planche IV. — Portions de cellules du parenchyme vertical à réserves au cours de la période d'activité du plasmalemme

Le cytoplasme pariétal forme une couche mince contenant les organites cellulaires. On décèle sur la fig *d* la structure tripartite du plasmalemme (*flèches*).

Fig. *a* et *b*, × 13 500 ; fig. *c*, × 20 000 ; fig. *d*, × 34 000.

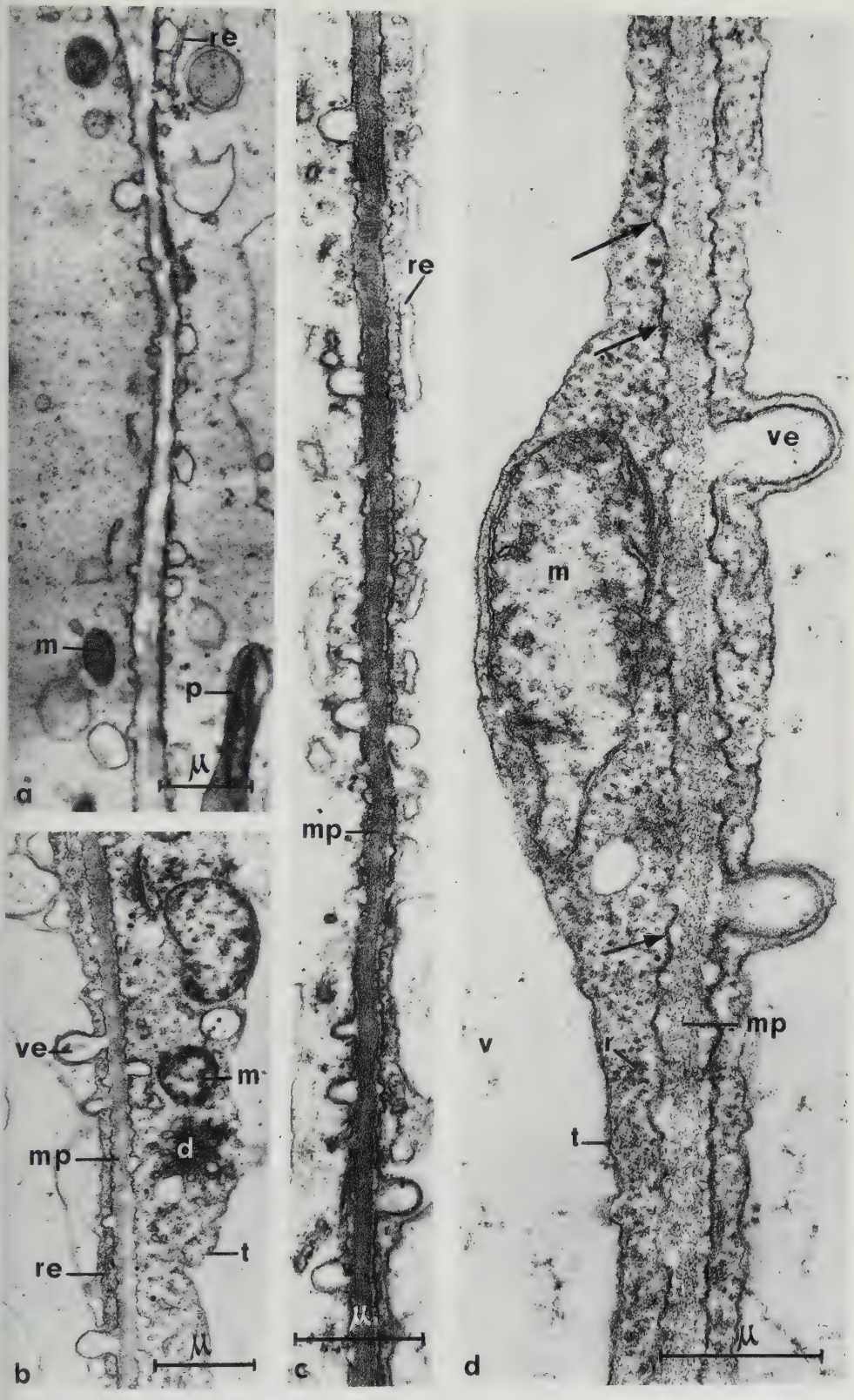
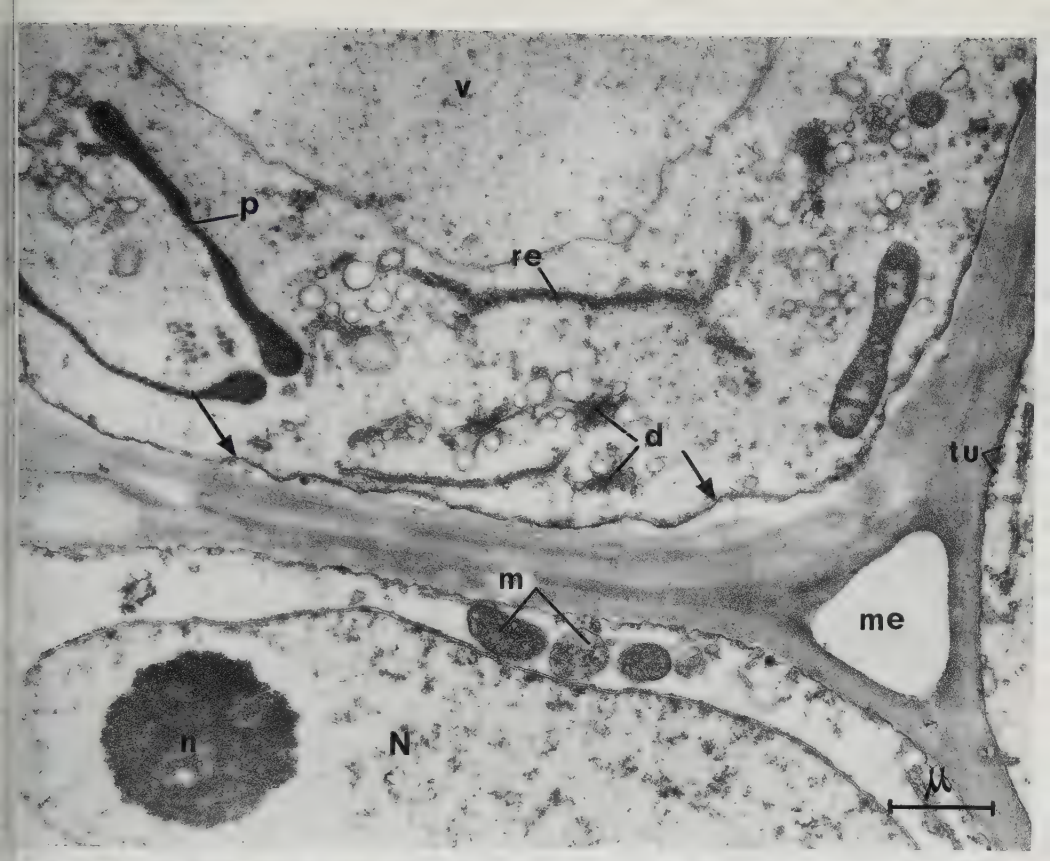

re
m
p
μ
a
re
mp
ve
m
mp
r
t
μ
d
ve
m
d
mp
t
re
μ
b
c
v
d

Planche V. — Début de la « phase golgienne »

Fig. a. — Cellule du parenchyme horizontal, dès le commencement du dépôt des épaississements secondaires (cellule supérieure) : dictyosomes plus abondants, sinuosités du plasmalemme à large rayon de courbure (*flèches*) ; × 13 500.

Fig. b. — Section tangentielle dans une cellule du parenchyme vertical : vésicules golgiennes nombreuses, donnant un aspect alvéolé au cytoplasme. A droite de la cellule, un groupe de plasmodesmes dans une ponctuation ; × 13 000.


v
p
re
d
tu
m
me
n
N
μ

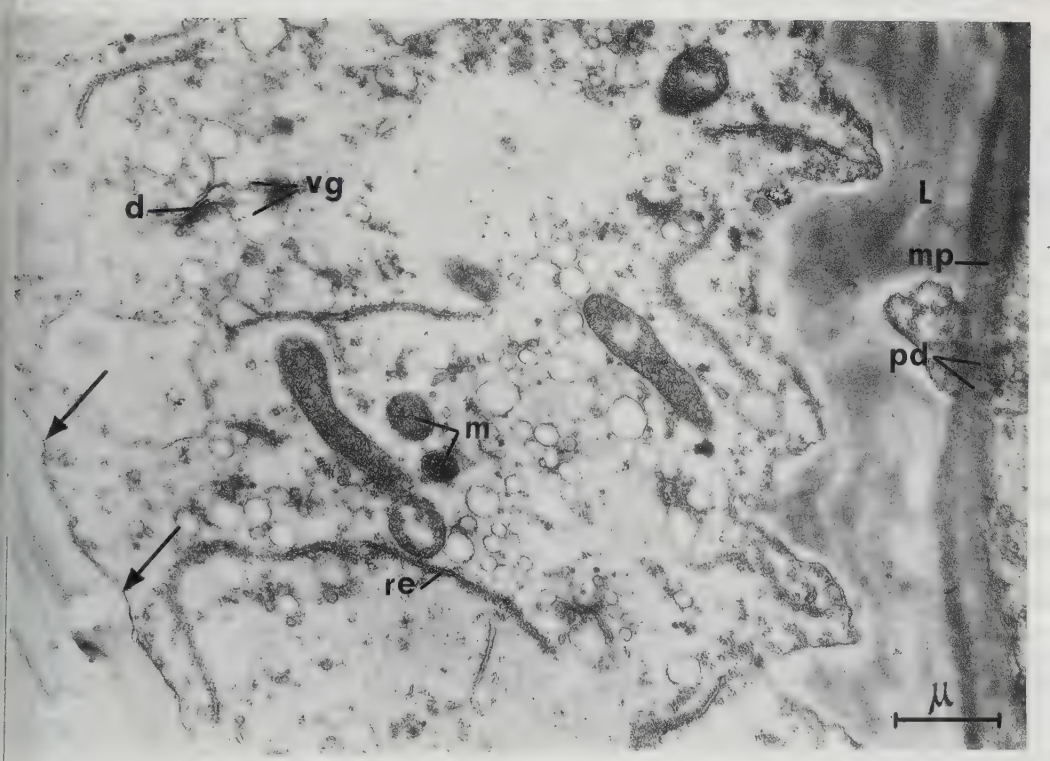

d
vg
L
mp
pd
m
re
μ

Planche VI. — Microtubules pendant la « phase golgienne »

Ils sont parallèles aux dernières microfibrilles déposées ; certains microtubules paraissent traverser le plasmalemme (*flèches*). Ribosomes et polyribosomes particulièrement visibles sur la fig. *a*.

Fig. *a*, × 20 000 ; fig. *b* et *c*, × 26 000.

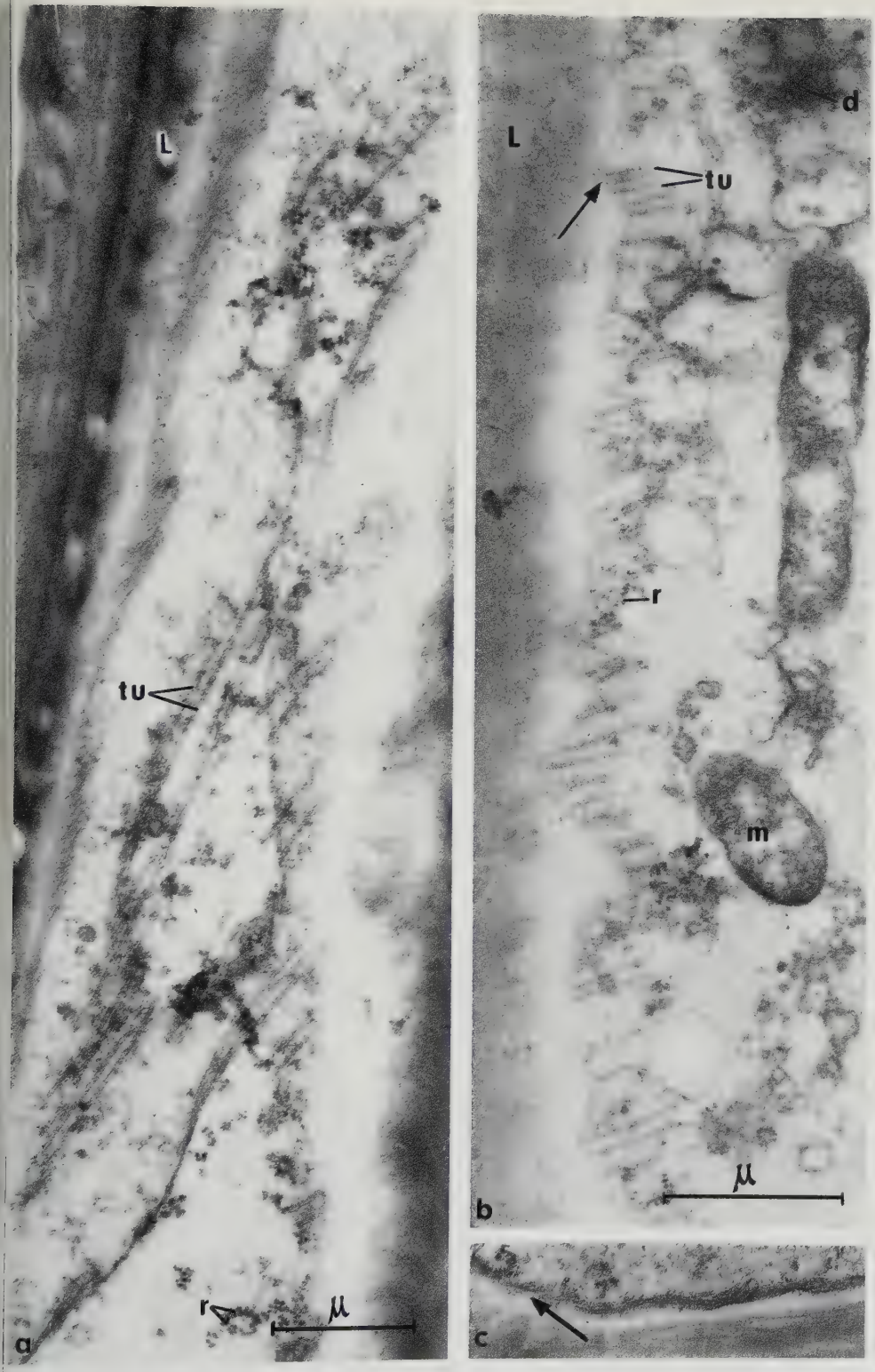

L
tu
r
μ
a
L
d
tu
r
m
μ
b
c

Planche VII. — Portions de cellules du parenchyme vertical à réserves au cours de la lignification

Fig. a. — Microtubules (*flèches*) et vésicules golgiennes. L'une de celles-ci paraît située entre le plasmalemme et la paroi secondaire. Le réticulum endoplasmique semble entrer en contact avec le plasmalemme ; × 26 000.

Fig. b. — Coupe tangentielle montrant dans le cytoplasme pariétal de nombreux dictyosomes, des chondriosomes et des plastes en différenciation ; × 7 000.

Fig. c. — Les parois secondaires lignifiées s'interrompent au niveau de deux ponctuations simples ; × 7 000.

Fig. d. — On distingue les trois couches lignifiées S_1, S_2, S_3 ; × 9 500.

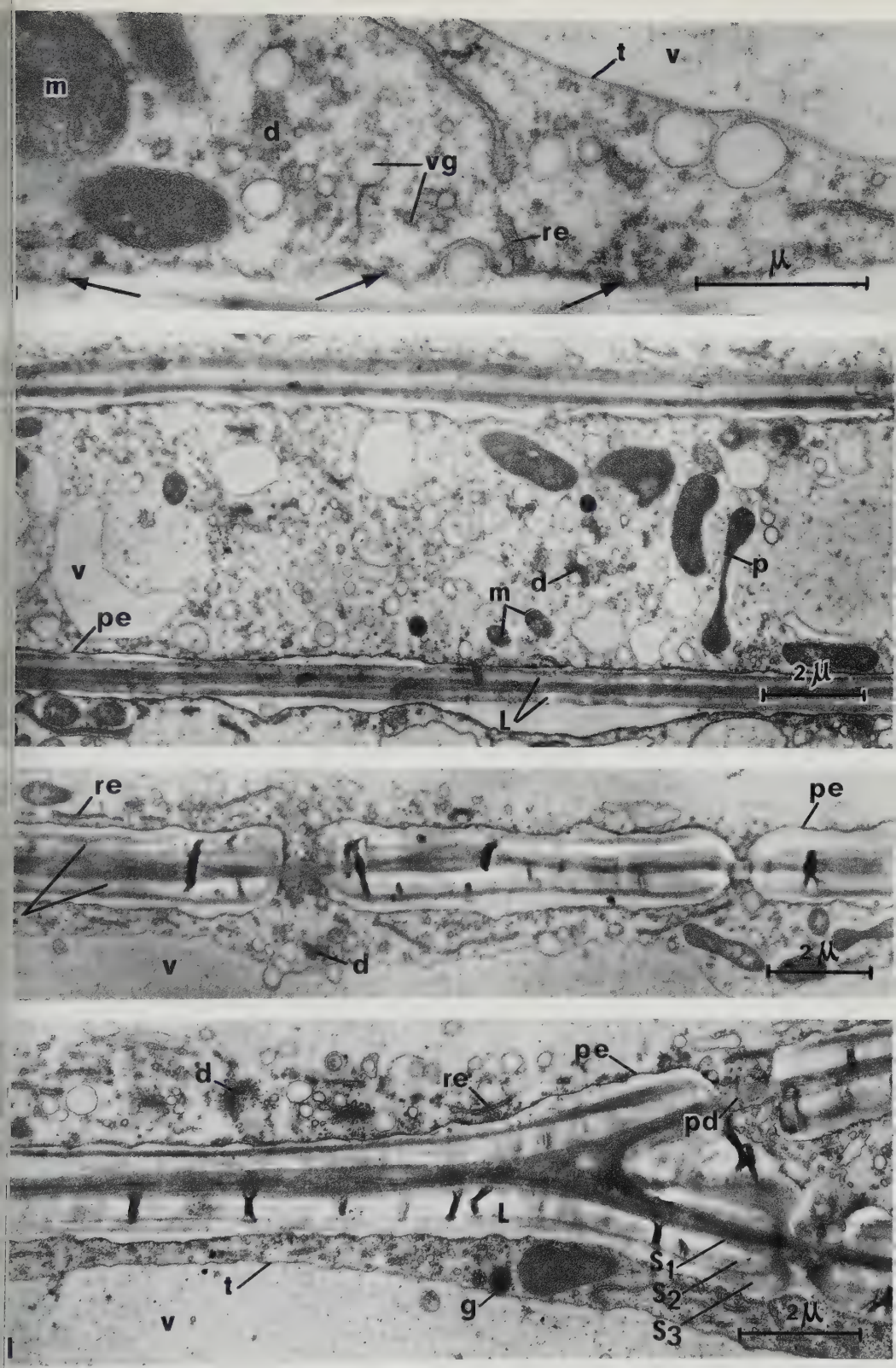
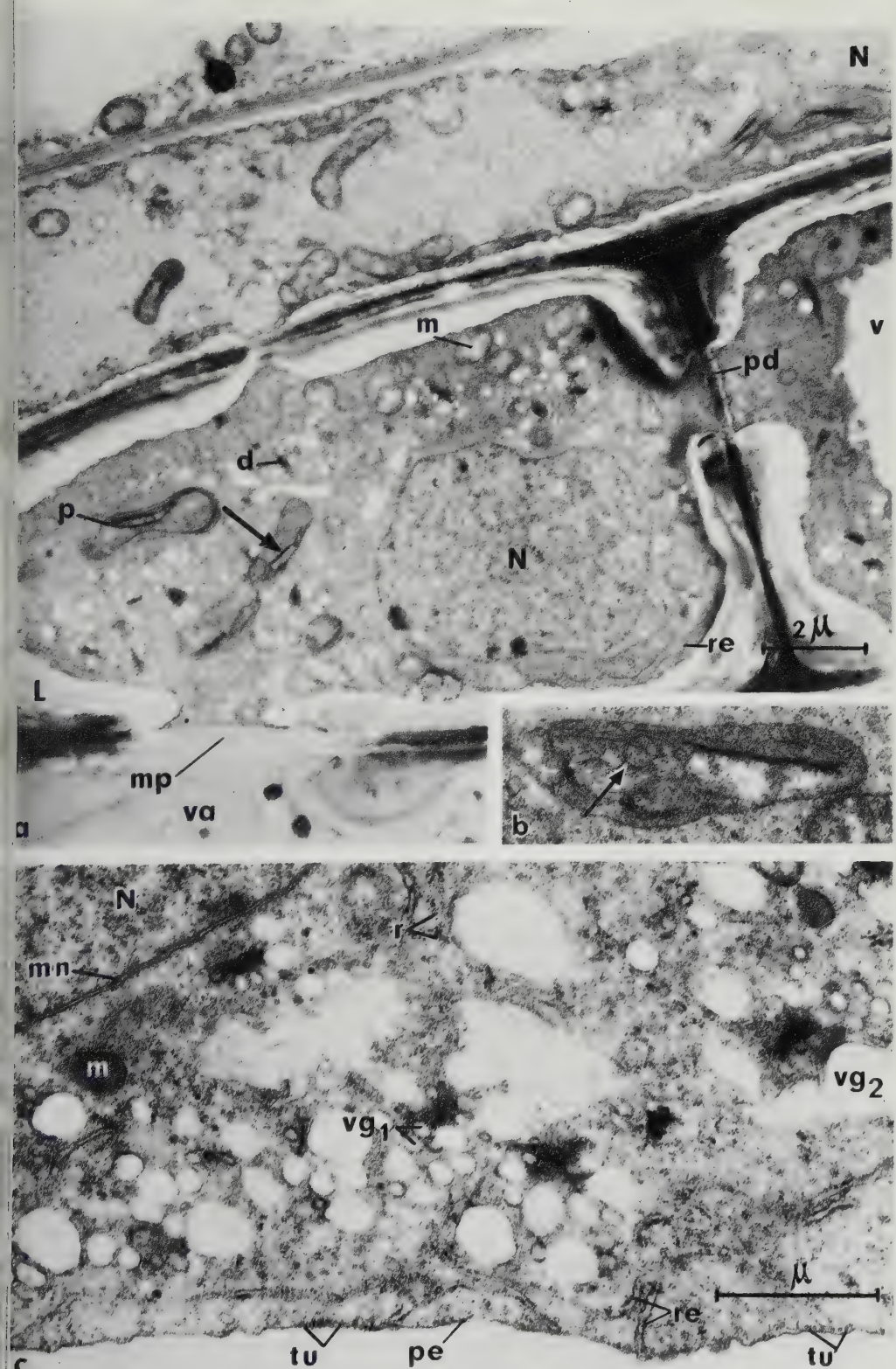

m
d
t
v
vg
re
μ
v
pe
m
d
p
2 μ
L
re
pe
v
d
2 μ
d
re
pe
pd
L
t
v
g
S1
S2
S3
2 μ

Planche VIII. — Cellules associées aux vaisseaux au cours de la « phase golgienne »

Fig. a. — Vue d'ensemble montrant également une cellule du parenchyme à réserves dont les parois ne sont pas encore épaissies : dictyosomes beaucoup plus abondants lorsque les parois cellulaires sont en cours de lignification. Vacuoles rares de petites dimensions, cytoplasme dense aux électrons, riche en ribosomes ; × 7 000.

Fig. b. — Plaste appartenant à une très jeune cellule associée aux vaisseaux et montrant des lamelles anastomosées (*flèche*) ; × 24 000.

Fig. c. — Détail montrant de nombreux dictyosomes émettant deux types de vésicules golgiennes vg_1 et vg_2, quelques petites vacuoles, du réticulum endoplasmique et des microtubules coupés transversalement ; × 24 000.



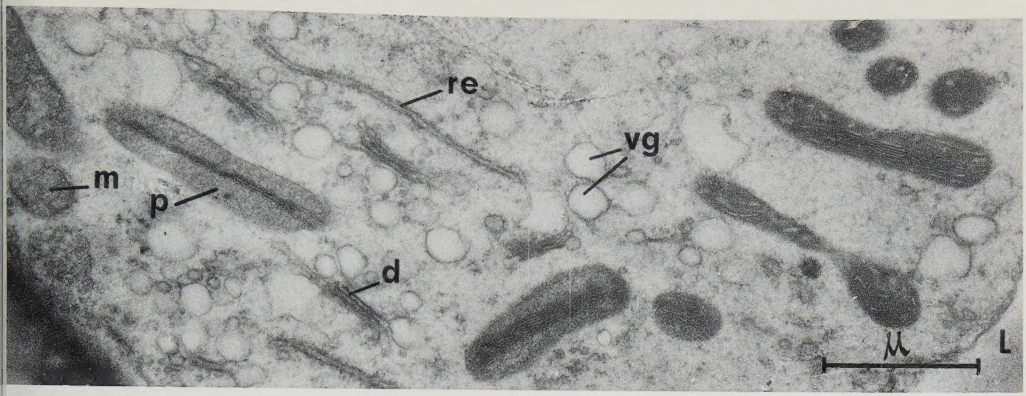
JOURNAL DE MICROSCOPIE
Y. Czaninski

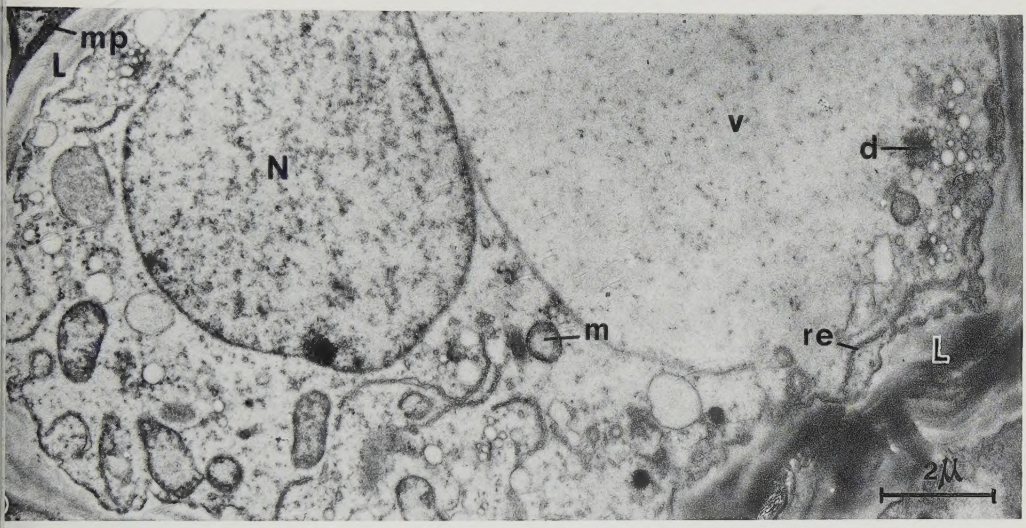
Vol. 9
Planche VIII

Planche IX. — Portions de cellules du parenchyme horizontal à la fin de la lignification

Fig. a. — Dictyosomes entourés de vésicules et plastes chlorophylliens en cours de différenciation ; × 20 000.

Fig. b et *c.* — Le nombre des vésicules golgiennes émises par les dictyosomes est moins important ; noter, en particulier sur la fig. *c*, l'épaisseur des parois secondaires S_1, S_2, S_3 ; fig. *b*, × 7 250 ; fig. *c*, × 9 800.


re
vg
m
p
d
L


mp
L
N
v
d
m
re
L
2μ

mp
S1 S2 S3
N
pe
d
m
re
2μ